植 物 分 类 与 资 源 学 报 2013，35（6）：774～778
Plant Diversity and Resources DOI：10.7677/ynzwyj201313204

iFlora 中的种子形态学信息*

杜 燕，张 挺，蔡 杰，杨湘云**
（中国科学院昆明植物研究所西南野生生物种质资源库，云南 昆明 650201）

摘要：植物种子形态特征的“多样性”和“保守性”在物种鉴别、分类和系统发育研究等方面具有重要价值。本文探讨了种子形态学信息在新一代植物志（或智能装置）iFlora 中的应用，提出在 iFlora 中增加种子形态信息的必要性。种子形态特征不仅可作为 iFlora 中物种分类鉴定的重要参考性状，验证 iFlora 中分子鉴定和系统关系研究的结果，同时还能够进一步丰富 iFlora 中物种数据信息。

关键词：种子特征；种子形态学信息；iFlora；分类；系统发育关系
中图分类号：Q 944，Q 948.2 **文献标识码**：A **文章编号**：2095-0845(2013)06-774-05

The Information of Seed Morphology in iFlora

DU Yan，ZHANG Ting，CAI Jie，YANG Xiang-Yun**
（*Germplasm Bank of Wild Species in Southwest China*，*Kunming Institute of Botany*，
Chinese Academy of Sciences，Kunming 650201，China）

Abstract：The diversity and conservativeness of seed morphological characteristics are extremely important and useful in identifying and classifying plants，and analyzing their phylogenetic relationships. iFlora is the next generation intelligent flora，its ultimate purpose is to help people identify and understand plants precisely and easily. This paper discusses the assistant roles of seed morphological and anatomical characteristics for the development and application of iFlora，and suggests that these characteristics could be incorporated as one of the essential elements of iFlora，which not only will be referred in identifying and classifying plants，but also may be applied to verify the phylogenetic relationships established through the molecular methods. Meanwhile the information of seed morphology can re-enrich the contents of iFlora in the description of plant species.

Key words：Seed characteristics；Seed morphological information；iFlora；Classification；Phylogenetic relationships

种子形态学是植物形态解剖学的一个重要组成部分。自 20 世纪 60 年代以来，随着光学显微镜的不断改进，透射电子显微镜和扫描电子显微镜、X-光机、种子切片机等逐渐在植物学领域的广泛应用，种子形态学进入了超微形态研究阶段（Barthlott 和 Voit，1981；Barthlott，1984；Corner，1976；Jaimie 等，2005；Joachim 等，2000；Stuppy，1996），在界定植物类别、阐明植物进化机理，以及推动植物分类和系统学研究向微观层次发展中起到了重要作用（Chen 等，2007；Corner，1976；Jaimie 等，2005；Joachim 等，2000；Morawetz 等，2009，2010；Park，2000；Oh 等，2003，2008；Oh，2009；Stuppy，1996；Wagner 等，2010）。

iFlora 是基于新一代测序技术和计算机技术的新一代植物志（或智能装置）（李德铼等，2012），能实现物种的快速、准确识别，并能更加客观地揭示植物系统发育关系。由于从植物的叶片、种子等可方便地获取 DNA 用于物种快速

* 基金项目：科技部科技基础性工作专项项目（2013FY112600）；科技部国家高技术研究发展计划（863 计划）主题项目（2012AA021801）；中国科学院大科学装置项目（2009-LSFGBOWS-01）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：yxy@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2013-10-08，2013-10-13 接受发表
作者简介：杜 燕（1974-）女，硕士，高级工程师，主要从事植物种子保藏和种子生物学研究。E-mail：duyan@mail.kib.ac.cn

鉴定和分类，并且具有可重复性，因此 DNA 条形码将成为今后物种鉴定的重要方式之一，并在植物分类学、进化生物学、保护生物学，以及食品行业，法医鉴定、进口检验检疫和考古学等方面具有广阔的应用前景。然而由于 iFlora 所获取的 DNA 条形码标准片段有限，而各个片段在不同类群中的通用性可能存在一定差异，因此更多植物特征性状信息的加入将能够进一步提高物种鉴定结果的准确性。

目前 iFlora 中物种信息描述主要基于《中国植物志》和 *Flora of China*，但它们对营养器官和花性状描述较多，而对果实和种子描述相对较少，甚至存在缺失，如野黄韭（*Allium rude*）、西南鬼灯檠（*Rodgersia sambucifolia*）、甘青针茅（*Stipa przewalskyi*）和巨龙竹（*Dendrocalamus sinicus*）等就无种子描述。种子是被子植物和裸子植物的繁殖单元，与植物的生活史策略（Grime 等，1988）、生活型（Leishman 和 Westoby，1994a，b）、植物的空间分布格局（Moles 等，2004；Morse 和 Sehmitt，1985；Venable 和 Brown，1988）、幼苗萌发的策略和方式，以及幼苗在定植过程中的抗逆性和竞争能力（David 等，2003）等有着密切联系，是正确认知植物不可或缺的一个重要方面。本文阐述了种子形态特征在 iFlora 物种分类鉴定和系统关系研究中的重要性；探讨了种子形态信息对进一步丰富 iFlora 研究内容的重要意义。

1　种子形态特征的多样性和保守性

种子的外部形态和内部结构都具有丰富的多样性。从大小上看，世界上最大的海椰子（*Lodoicea maldivica*）种子重达 20 多公斤，而最小的斑叶兰（*Goodyera schlechtendaliana*）种子只有约 0.0001 mg（Westoby 等，1992；Leishman 等，1995；Moles 等，2007）；而从种子表面纹饰来看则有颗粒状、瘤状、穴状、刺状等 23 种之多（Murley，1951；刘长江等，2004）；胚型则有未发育型、线型、宽型、头型、弯型等 12 种，胚大小有 5 种，而子叶与胚根的排列方式就有 4 种（Martin，1946）。

由于种子（裸子植物除外）是在子房中发育并成熟，因此具有较高的保守性。如广布全世界、种类众多的豆科植物，尽管生活于各种不同的气候和环境条件下，但其外种皮都只分为两层，上层是由马尔皮基细胞组成的栅栏层，下层则由砂漏细胞或骨状细胞组成，受环境的影响较小（Jaimie 等，2005）；禾本科（Poaceae）植物的胚型都为侧边型；而兰科的胚型则为未发育型（Martin，1946）；伞形科（Umbelliferae）果实表面都具有与众不同的形态和结构（蒲高忠和刘启新，2006）等。

2　种子形态学与 iFlora

种子的多样性和保守性在物种的鉴别、分类和系统演化关系研究等方面具有重要的价值（Attar 等，2007；Barthlott，1984；Esau，1977；Johnson 等，2004；Moazzeni 等，2007；Svetlana 等，2009；Werker，1997），因此，种子形态学信息对 iFlora 的研发将具有较大的支持作用，主要包括以下几个方面：

2.1　提供类群鉴定支持

种子的形态特征在一个自然分类单元中通常是一致的，因此可以作为植物科、属，甚至种的鉴别特征。Hügin（1998）、Prokhanov（1949）、Rechinger 和 Schiman-Czeika（1964）根据种子特征对大戟属（*Euphorbia*）的一些种进行了辨别；Juliana（2010）根据槐蓝属（*Indigofera*）种子形态解剖特征很好地区分了安尼木蓝（*I. anil*）、野青树（*I. suffruticosa*）和 *I. truxillensis*；Cristina（2012）通过种子等特征，对植株外部形态相似的 *Ormosia arborea* 和 *O. fastigiata* 进行了区分；刘文平和王东（2011）根据种子大小、形状和表面形态以及油质体形态对紫堇属（*Corydalis*）物种进行了划分。

从上述研究可看出，种子形态特征在类群的鉴定方面具有重要价值，因此可作为 iFlora 的重要辅助鉴定特征，另外，还能用于核实 iFlora 分子鉴定的结果，提高其准确率。

2.2　提供分类支持

经典分类大多依据植物体的外部形态性状进行对比和分类。植物的外部形态性状易受环境的影响而存在较大的可塑性，在属下种类繁多，种内变异复杂，或趋同进化及杂交等因素存在的情况下，物种间的分类界限会比较模糊。在此情况下，仅根据外部形态性状得出的分类结果将会引

起众多争议。例如世界广布、种类繁多、生活型多样的大戟属（*Euphorbia*）植物的分类就是此类情况（Boissier，1862；Bentham，1880；Bruyns 等，2006；Pax 和 Hoffmann，1931；Wheeler，1943；Prokhanov，1949；Khan，1963；Rechinger 和 Schiman-Czeika，1964；Geltman，2006，2007）。Corner（1976）基于种皮解剖特征性状的差异，即单卵亚科有着栅栏状的种皮外层，而具双胚珠的亚科却有着纤维状的种皮外层，提出大戟科（Euphorbiaceae）可能是多系的，这已被分子系统所证实（Angiosperm Phylogeny Group，2009）。另外，Carter 和 Radcliffe-Smith（1988）、Webster（1967）利用种子形态性状对大戟属下的亚属进行了分类处理；Ehler（1976）、Khan（1963）、Park 等（1999）利用种子形态性状对大戟属下的组和系的关系做了处理；Hassall（1977）Richardson（1968）、Simon 等（1992）依据种子形态特征对大戟属下相近种的界限进行了合理划定。

此外，Oh 等（2009）根据紫金牛科（Myrsinaceae）珍珠菜属（*Lysimachia*）种子的形态特征提出 *Anagallis*、*Ardisiandra*、*Asterolinon*、*Glaux*、*Pelletiera*、*Trientalis* 都应放在珍珠菜属，与分子的研究结果相吻合；陈薇等（2007）根据种子的微形态和解剖结构，探讨了凤仙花属（*Impatiens*）15 种植物的种间关系，并提出“紫花黄金凤”应提升为一个独立的种。廖景平和吴七根（1996）根据姜科（Zingiberaceae）种子形态学特征，提出应将苞叶姜（*Pyrgophyllum yunnanensis*）从大苞姜属（*Monolophus*）分出并提升为属。蒲高忠和刘启新（2006）根据伞形科（Umbelliferae）果实结构的独特性，探讨了滇芎属（*Physospermopsis*）与瘤果芹属（*Trachydium*）的系统关系及有争议种类的归属问题。

由此可以看出，借助种子形态解剖特征，将有助于我们对 iFlora 中与传统分类有冲突的类群的归属问题进行再次确认，从而提高 iFlora 的准确率，扩大其利用范围。

2.3 提供系统学研究支持

种子形态学研究能为不同等级分类群的系统演化研究提供可靠证据。前人根据种子形态研究了大戟属的分类和系统关系（Ehler，1976；Heubl 和 Wanner，1996；Hügin，1998；Morawetz 等，2009，2010；Park，2000；Stuppy，1996；Wagner 等，2010；Yasaman 等，2011）。Oh 等（2003）将八角属种子的形态特征与分子树进行了相互验证；并通过种子形态特征的比较，揭示了珍珠菜属和相关类群的演化关系（Oh 等，2008）；Oh（2009）根据种子形态特征的比较研究，分别阐述了基部被子植物和菊分支类群的演化关系；陈士超等（2007）通过对菝葜科（Smilacaceae）的菝葜属（*Smilax*）、肖菝葜属（*Heterosmilax*）和 *Ripogonum* 属的种子形态研究，提出将 *Ripogonum* 属从菝葜科中分离并独立成科，并将肖菝葜属与菝葜属进行合并的处理，这与孢粉学和分子分析结果相一致。

因此，种子形态特征可为相关类群的系统关系研究提供共衍征，进一步佐证 iFlora 中的研究结果。

2.4 丰富 iFlora 内容

种子是人们正确认识植物不可缺少的重要部分，大量种子信息的加入将使 iFlora 的内容变得更加丰富。过去传统的研究使用墨线图来展示植物的果实和种子形态，而现代的数码照片将使许多有着复杂纹饰（如蓖麻 *Ricinus communis* 等）和结构（如旋花科 Convolvulaceae）的种子变得直观和生动，有助于人们更方便、快捷地来认识这些植物。

3 展望

我国植物的种子形态学研究始于 20 世纪 50 年代，并相继出版了一些专著，如《杂草种子图鉴》、《木本植物种子》、《中国林木种实解剖图谱》等。20 世纪 80 年代后我国的种子形态学研究开始与分子系统学结合起来，在植物的系统关系研究方面取得了较大进展。这些研究为 iFlora 中种子信息的补充和系统关系的验证打下了一定基础。近年来，“中国西南野生生物种质资源库”收集和保存了中国近万种野生植物种子资源，为全面、系统地开展我国种子形态学数据采集工作提供了较好条件；在此基础上，将借助现代显微照相技术和设备，直观、生动地展现种子的形态和结构，并进一步整合与种子形态结构密切相关的种子散布方式、种子贮藏和萌发行为信息。这不仅能够改善现有植物分类工具书中种子形态信息不全或缺失的局面，也将为 iFlora 的研发和利用提供重要支持；而且可进一步丰富 iFlora 物种

描述内容，使人们能够更全面地认识植物，从而促进我国植物研究和资源保护工作的进一步开展。

致谢　感谢中科院昆明植物研究所王红研究员在本文的撰写过程中提出的宝贵意见。

〔参　考　文　献〕

Angiosperm Phylogeny Group, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161** (2): 105—121

Attar F, Keshvari A, Ghahreman A *et al*., 2007. Micromorphological studies on *Verbascum* (Scrophulariaceae) in Iran with emphasis on seed surface, capsule ornamentation and trichomes [J]. *Flora*, **202**: 169—175

Barthlott W, Voit G, 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: Systematic applicabi lity and some evolutionary aspects [J]. *Nordic Journal of Botany*, **1** (3): 245—355

Barthlott W, 1984. Microstructural features of seed surfaces [A]. In: Heywood VH, Moore DM (eds.), *Current Concepts in Plant Taxonomy* [M]. London: Academic Press, 95—105

Bentham G, 1880. Euphorbiaceae [A]. In: Bentham G, Hooker JD (eds.), *Genera Plantarum*, Vol. III [M]. London: Lovell Reeve, 239—340

Boissier E, 1862. Euphorbieae [A]. In: de Candolle A (ed.), *Prodromus systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, Part 15 (2) [M]. Paris: Masson, 1—189

Bruyns PV, Mapaya RJ, Hedderson T, 2006. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and *psb*A-*trn*H sequence data [J]. *Taxon*, **55**: 397—420

Carter S, Radcliffe-Smith A, 1988. Euphorbiaceae (part 2) [A]. In: Polhill RM (ed.), *Flora of Tropical East Africa* [M]. Balkema, Rotterdam: Brookfield, 409—567

Chen SC (陈士超), Seine NN K, Fu CX (傅承新), 2007. Seed coat morphology of Smilacaceae and its systematic significance [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **45** (1): 52—68

Chen W (陈薇), Liu KM (刘克明), Cai XZ (蔡秀珍) *et al*., 2007. Micromorphological features of seed surface of fourteen species in *Impatiens* (Balsaminaceae) in relation to their taxonomic significance [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **29** (6): 625—631

Corner JH, 1976. *The Seed of Dicotyledons*, Vo1. 1, 2 [M]. London, NewYork, Melbourne: CambridgeUniversity Press

Cristina G, Edna SD, Eduardo AM, 2012. Characters of seeds, seedlings and young plants of *Ormosia arborea* (Vell.) Harms and *Ormosia fastigiata* Tul. (Leg-papilionoideae) [J]. *Revista Árovre*, **36** (1): 37—48

David A, Coomes, Peter JG, 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **18** (6): 283—291

Ehler N, 1976. Mikromorphologie der Samenoberflächen der Gattung *Euphorbia* [J]. *Plant Systematic and Evolution*, **126**: 189—207

Esau K, 1977. *Anatomy of Seed Plants*, second ed. [M]. New York: Wiley

Geltman D, 2006. Species of the genus *Euphorbia* section Paralias subsection *Conicocarpae* (Euphorbiaceae) in the Flora of middle Asia and Iranian highlands [J]. *Botanicheskii Zhurnal*, **91**: 1097—1106

Geltman D, 2007. Conspectus systematis subgeneris Esula Pers. generis *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) Eurasiae extratropicae [J]. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rastenii*, **39**: 224—240

Grime JP, Hodgson JG, Hunt R, 1988. *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species* [M]. London: Unwin-Hyman

Hassall DC, 1977. The genus *Euphorbia* in Australia [J]. *Austnalian Journal of Botany*, **25**: 429—453

Heubl GR, Wanner G, 1996. Samenmorphologische Studien in der Gattung *Euphorbia* L., Charakterisierung und Bestimmung der in Bayern und angrenzenden Gebieten vorkommenden Arten [J]. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, **66/67**: 7—25

Hügin G, 1998. Die Gattung Chamaesyce in Europa. Bestimmungsschlüssel mittaxonomisch-nomenklatorischen Anmerkungen [J]. *Feddes Repert*, **109**: 189—223

Jaimie A, Moïse SH, Loreta GS *et al*., 2005. Seed coats: structure, development, composition and biotechnology [J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, **5** (41): 620—644

Joachim P, Anke S, Rainer S, 2000. Adaptations of an orchid seed to water uptake and —storage [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **220** (1-2): 69—75

Johnson LA, Huish KH, Porter JM, 2004. Seed surface sculpturing and its systematic significance in *Gilia* (Polemoniaceae) and segregated genera [J]. *International Journal of Plant Sciences*, **165**: 153—172

Juliana VP, Elisângela P, Simone PT, 2010. Morpho-anatomical studies of seeds and seedlings of wild indigo, "anileira", Indigofera-Leguminosae [J]. *Acta Botanica Brasilica*, **24** (1): 1—7

Khan MS, 1963. Taxonomic revision of *Euphorbia* in Turkey [J]. *Notes from the Royal Botanic Garden*, *Edinburgh*, **25**: 71—161

Leishman MR, Westoby M, 1994a. Hypotheses on seed size: tests using the semi-arid flora of western New South Wales, Australia [J]. *American Naturalist*, **143**: 890—906

Leishman MR, Westoby M, 1994b. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species [J]. *Journal of Ecology*, **82**: 249—258

Leishman MR, Westoby M, Jurado E, 1995. Correlates of seed size variation-a comparison among five temperate floras [J]. *Journal of Ecology*, **83**: 517—529

Li DZ (李德铢), Wang YH (王雨华), Yi TS (伊廷双) *et al*., 2012. The next-generation Flora: iFlora [J]. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **34** (6): 525—531

Liao JP (廖景平), Wu QG (吴七根), 1996. Seed anatomy of the genera caulokaem pferia and pyrgophyllum in China and ITS system ATIC significance [J]. *Guihaia* (广西植物), **16** (3): 209—215

Liu CJ (刘长江), Lin Q (林祁), He JX (贺建秀), 2004. Methods and terminology of study on seed morphology from China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentlia Sinica* (西北植物学报), **24** (1): 178—188

Liu WP (刘文平), Wang D (王东), 2011. Seed morphology and Its taxonomic significance in *Corydalis* DC. (Papaveraceae) from Hubei Province, China [J]. *Plant Science Journal* (植物科学学报), **29** (1): 11—17

Martin AC, 1946. The comparative internal morphology of seeds [J]. *American Midland Naturalist*, **36**: 513—660

Moazzeni H, Zarre S, Al-Shehbaz IA *et al*., 2007. Seed-coat micro sculpturing and its systematic application in *Isatis* (Brassicaceae) and allied genera in Iran [J]. *Flora*, **202**: 447—454

Moles AT, Falster DS, Leishman MR *et al*., 2004. Smal1-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime [J]. *Journal of Ecology*, **92**: 384—396

Moles AT, Ackerly DD, Tweddle JC *et al*., 2007. Global patterns in seed size [J]. *Global Ecology and Biogeography*, **16**: 109—116

Morawetz JJ, Wagner B, Riina R *et al*., 2009. *Euphorbia* seed atlas. Part 1 [J]. *Euphorbia World*, **5**: 26—29

Morawetz JJ, Wagner B, Riina R *et al*., 2010. *Euphorbia* seed atlas. Part 2 [J]. *Euphorbia World*, **6**: 25

Morse DH, Sehmitt J, 1985. Propagule size, dispersal ability and seedling performance in Asclepias syriaca [J]. *Oecologia*, **67**: 372—379

Murley MR, 1951. Seed of the Cruciferae of northeastern north America [J]. *The American Midland Naturalist*, **46** (1): 11—15, 68—69

Oh IC, Denk T, Friis EM, 2003. Evolution of *Illicium* (Illiciaceae): Mapping morphological characters on the molecular tree [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **240**: 175—209

Oh IC, Anderberg AL, Schonenberger J *et al*., 2008. Comparative seed morphology and character evolution in the genus *Lysimachia* (Myrsinaceae) and related taxa [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **271**: 177—197

Oh lC, 2009. Comparative Seed Morphology and Phylogenetics: Case Studies in Basal Angiosperms (ANITA) and *Asterids* (Lysimachia, Ericales) [J]. *Acta Universitatis Upsaliensis*, 38

Park KR, 2000. Seed morphology of Euphorbia section *Tithymalopsis* (Euphorbiaceae) and related species [J]. *Journal Plant Biology*, **43**: 76—81

Park KR, Ahn B, Lee K, 1999. Reexamination of sectional classification in Far Eastern *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) using morphological and phenolic data [J]. *Journal Plant Biology*, **42**: 199—204

Pax F, Hoffmann K, 1931. Euphorbiaceae [A]. In: Engler A, Prantl K (Hrsg). *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten*, *insbesondere den Nutzpflanzen*, ed 2 [M]. Leipzig: W. Engelmann, 11—251

Prokhanov YI, 1949. Euphorbia [A]. In: Komarov VL (ed.), *Botanicheskii Institut IM. Komarov Akademii Nauk SSSR*, *Moskva-Leningrad. Flora of the USSR* [M], **14**: 233—377

Pu GZ (蒲高忠), Liu QX (刘启新), 2006. The micromorphological features of pericarp surface of *Physospermopsis* and *Trachydium* (Apiaceae) in China and its taxonomic significance [J]. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), **15** (3): 1—6

Rechinger KH, Schiman-Czeika H, 1964. Euphorbiaceae [A]. In: Flora Iranica [M]. Graz: Akademische Druck-und Verlagsanstalt, **6**: 1—48

Richardson JW, 1968. The genus Euphorbia of the high plains and prairie plains of Kansas, Nebraska, South and North Dakota [J]. *The Kansas University Science Bulletin*, **48**: 45—112

Simon J, Molero J, Blanche C, 1992. Fruit and seed morphology of Euphorbia aggr. Flavicoma, taxonomic implications [J]. *Collectanea Botanica* (Barcelona), **21**: 211—242

Stuppy W, 1996. Systematische Morphologie und Anatomie der Samen der biovulaten Euphorbiaceen [D] (Doctoral thesis). Universität Kaiserslautern

Svetlana BG, Andrey AG, Valentin VY *et al*., 2009. Seed surface morphology in some representatives of the Genus *Rhodiola* sect. *Rhodiola* (Crassulaceae) in the Russian Far East [J]. *Flora*, **204**: 17—24

Venable DL, Brown JS, 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments [J]. *American Naturalist*, **131**: 360—384

Wagner B, Morawetz JJ, Riina R *et al*., 2010. Euphorbia seed atlas. Part 3 [J]. *Euphorbia World*, **6**: 28—29

Webster GL, 1967. The genera of Euphorbiaceae in the southeastern United States [J]. *Journal of the Arnold Arboretum*, **48**: 303—430

Werker E, 1997. *Seed Anatomy. Handbuch der Pflanzena-natomie*, Bd. 10, Teil 3 [M]. Berlin: Borntraeger

Westoby M, Jurado E, Leishman M, 1992. Comparative evolutionary ecology of seed sizes [J]. *Trends Ecology*, **7** (11): 368—372

Wheeler LC, 1943. The genera of living Euphorbieae [J]. *The America Midland Naturalist*, **30**: 456—503

Yasaman, Shahin, Hans-Joachim *et al*., 2011. Seed and gland morphology in Euphorbia (Euphorbiaceae) with focus on their systematic and phylogenetic importance, a case study in Iranian highlands [J]. *Flora*, **206**: 957—973